动 物 学 研 究 2003，Apr. 24 (2)：99～105
Zoological Research
CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853

中国南部斑腿蝗科四属昆虫的支序生物地理学研究

许升全[1,2]，郑哲民[2]，李后魂[1]
（1. 南开大学 生命科学学院，天津 300071；2. 陕西师范大学 动物研究所，陕西 西安 710062）

摘要：在中国南部斑腿蝗科4属昆虫种间系统发育关系及物种地理分布研究的基础上，划分出10个特有分布区。用支序生物地理学软件COMPONENT 2.0，处理了上述蝗虫种间系统发育关系和地理分布资料所组成的数据，以明确各特有分布区的历史生物地理学关系。结果表明，10个特有分布区形成的先后是：云南南部和黄土高原两个分布区，海南岛区，东部山地区，台湾岛区；云贵高原、云南北部和秦巴山区几乎是同时形成的，而华南和江南丘陵区形成最晚。

关键词：斑腿蝗科；支序生物地理学；特有分布区
中图分类号：Q969.26 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(2003)02－0099－07

Cladistic Biogeography of Four Grasshopper Genera (Catantopidae: Orthoptera) from the South of China

XU Sheng-quan[1,2], ZHENG Zhe-min[2], LI Hou-hun[1]
(1. *Life Science College*, *Nankai University*, *Tianjin* 300071, *China*;
2. *Institute of Zoology*, *Shaanxi Normal University*, *Xi'an* 710062, *China*)

Abstract: Based on the phylogenetic relation and distribution of four grasshopper genera of Catantopidae, *Oxya* Serville, *Caryanda* Stål, *Sinopodisma* Chang and *Traulia* Stål, ten areas of endemism have been recognized. Using cladistic biogeographical software COMPONENT 2.0 and under assumptions 0 and 1, data processing resulted in following geographical history course of these areas, the vicariance was in time sequence from South Yunnan, to Loess Plateau, to Hainan Island, to East mountains. Although Taiwan Island is vicarianced from mainland of China in the Middle Pleistocene, it had been connected with the mainland for some times in the Quaternary Period, effected by the ice age and it has an unique zoogeographical position. Yungui Plateau, North Yunnan and Qinling-Bashan Mountains were formed in the same time. The newly areas of endemism were South China and Jiangnan hills.

Key words: Catantopidae; Cladistic biogeography; Area of endemism

斑腿蝗科（Catantopidae）在中国记录的有92属312种，约占世界总数的1/10。该科种类丰富，单型属和少型属也多，只是多型属较少。而且在中国各动物地理区的占有数的差异很大，华中、西南、华南的种类远比东北、华北等地区丰富（Zheng，1994）。Huang & Cheng（1999）认为西南、东南地区是斑腿蝗科的起源中心之一。不过它们在这两个地区的系统演化和与之相关的区域历史地理关系研究甚少。

支序生物地理学（cladistic biogeography）是在支序系统学（cladistics）理论的基础上发展起来的一种历史生物地理学（historical biogeography）。其研究方法是在研究现生生物系统发育关系的基础上，分析生物地理分布的演化过程，重建生物地理历史过程（Humphries & Parenti，1998；Xu & Zheng，2000；Chen，1997）。而生物地理区划方法则依据区域间生物分布种类和格局的异同，建立生物地理区域。因此是否基于生物的系统发育关系来研究生物地理区域关系，是两种方法的本质区别（Slatkin，1995；Yin et al，1994）。近年已有学者应用支序生物地理学的方法，对中国及其周边地区的动植物类群开展研究（Xu & Zheng，2000）。Yin et

收稿日期：2002－09－19；接受日期：2003－01－03

al (1993, 1994) 对夕蚖宗和康蚖群的系统发育和生物地理分别用 hennig 86 和 COMPONENT 1.5 做了分析，并得到区域支序图；但他们不是从区域之间的关系，而是从累进原则的角度，分析了这些类群的起源和演化问题。Zhang E (1998) 在对异华鲮类的隔离分化生物地理研究中，把研究区域分成东南部地区、西南南部高地地区、西南南部低地地区和西南北部地区，并且确定这四个区域的形成顺序为（东南部地区（西南北部地区（西南南部高地地区，西南南部低地地区）））。Liu (1998) 对东亚淡水鱼类的生物地理的研究主要以流域划分区域，得出台湾和海南形成最早，其后依次是长江上游、长江中下游、闽江和珠江。其他的研究都把中国的南部作为一个区域来分析它和其他区域的关系 (Schuh & Stonedahl, 1986; Andersen, 1991; Choi, 2000)。到目前为止还没有见到关于整个中国南部地区陆生生物类群的支序生物地理学研究方面的工作。

本研究以中国南部斑腿蝗科中自主扩散能力有限、物种丰富的 4 属蝗虫为研究材料，在进行特有分布区分析和系统发育关系研究的基础上，用支序生物地理学软件 COMPONENT 2.0 分析了特有分布区的历史生物地理学过程。以期为研究中国南部的生物地理和物种形成过程提供依据。

1 材料和方法

1.1 动 物

按以下原则选择斑腿蝗科的 4 属蝗虫：①分类和分布资料齐全；②分类单元的分布区域要有一定的范围；③分类单元不能少于 3 个，也不能太多而影响计算机运行。选定 4 属的支序图及地理分布见图 1。

1.2 特有分布区

根据 4 属蝗虫的地理分布和系统发育关系、地理分布是否与其他区域明显分开，以及其他学者对中国动物地理区划的建议 (Zhang RZ, 1979, 1998, 1999)，共分出 10 个特有分布区 (areas of endemism)（图 2）。

1. 云南南部 (South Yunnan, SY)，即西双版纳地区。本区特有种为：黄股稻蝗（*Oxya flavefemura*），云南卵翅蝗（*Caryanda yunnana*），红股卵翅蝗（*C. rufofemorata*），绿卵翅蝗（*C. virida*），小凸额蝗（*Traulia minuta*），长翅凸额蝗（*T. aurora*）和越北凸额蝗（*T. Tonkinensis*）。

2. 华南 (South China, SC)，南岭以南的广东和广西。本区特有种为：丁氏稻蝗（*O. tinkham*），拟山稻蝗（*O. anagaavisa*），兰绿卵翅蝗（*C. glauca*），广西卵翅蝗（*C. guangxiensis*），龙虎山卵翅蝗（*C. longhushanensis*），黄胫凸额蝗（*T. archotibialis*），短胫凸额蝗（*T. brachypeza*），短翅凸额蝗（*T. brevipennis*）和狭翅凸额蝗（*T. angustipennis*）。

3. 海南岛 (Hainan Island, HN)。本区特有种为：海南稻蝗（*O. hannanensis*）和黑胫凸额蝗（*T. nigritibialis*）。

4. 云南北部 (North Yunnan, NY)，包括云南中部和北部。本区特有种为：云南稻蝗（*O. yunnana*），方板卵翅蝗（*C. quadrata*），宽顶卵翅蝗（*C. platvertica*）和郑氏蹦蝗（*Sinopodisma Zhengi*）。

5. 云贵高原(Yungui Plateau, YG)，包括广西北部、贵州、湖南西部及四川东部和中部。本区特有种为：武陵山卵翅蝗（*C. wulingshana*），元宝山卵翅蝗（*C. yuanbaoshanensis*），金钟山卵翅蝗（*C. jinzhongshanensis*），三齿卵翅蝗（*C. tridentate*），喙尾蹦蝗（*S. rostellocerca*），贵州蹦蝗（*S. guizhouensis*），四川凸额蝗（*T. szetschuanensis*）和日本稻蝗（*O. japonica*）。

6. 秦巴山区及以东地区(Qinling-Bashan Mountains and east areas, QL)，秦岭北坡至巴山，向东经过河南、湖北及安徽到达江苏和浙江北部。本区特有种为：霍山蹦蝗（*S. huoshana*），端带稻蝗（*O. termacingula*），卢氏蹦蝗（*S. lushiensis*），蔡氏蹦蝗（*S. tsaii*）和比氏蹦蝗（*S. pieli*）。

7. 东部山地 (East mountains, EM)，包括南岭山脉、武夷山脉、仙霞岭以东的山地区域。本区特有种为：曲缘卵翅蝗（*C. curvimargina*），福建卵翅蝗（*C. fujianensis*），卡氏蹦蝗（*S. kelloggii*）和武夷山蹦蝗（*S. wuyishana*）。

8. 江南丘陵 (Jiangnan hills, JN)，这一区域在动物地理区划中属东洋界和古北界的交界，只因地势平坦而分界不清，共有种类多且不易区分，故作为一个区域。本区特有种为：双带稻蝗（*O. bicingula*），湖南卵翅蝗（*C. hunana*）和细卵翅蝗（*C. gracilis*）。

9. 黄土高原 (Loess Plateau, LP)。本区特有

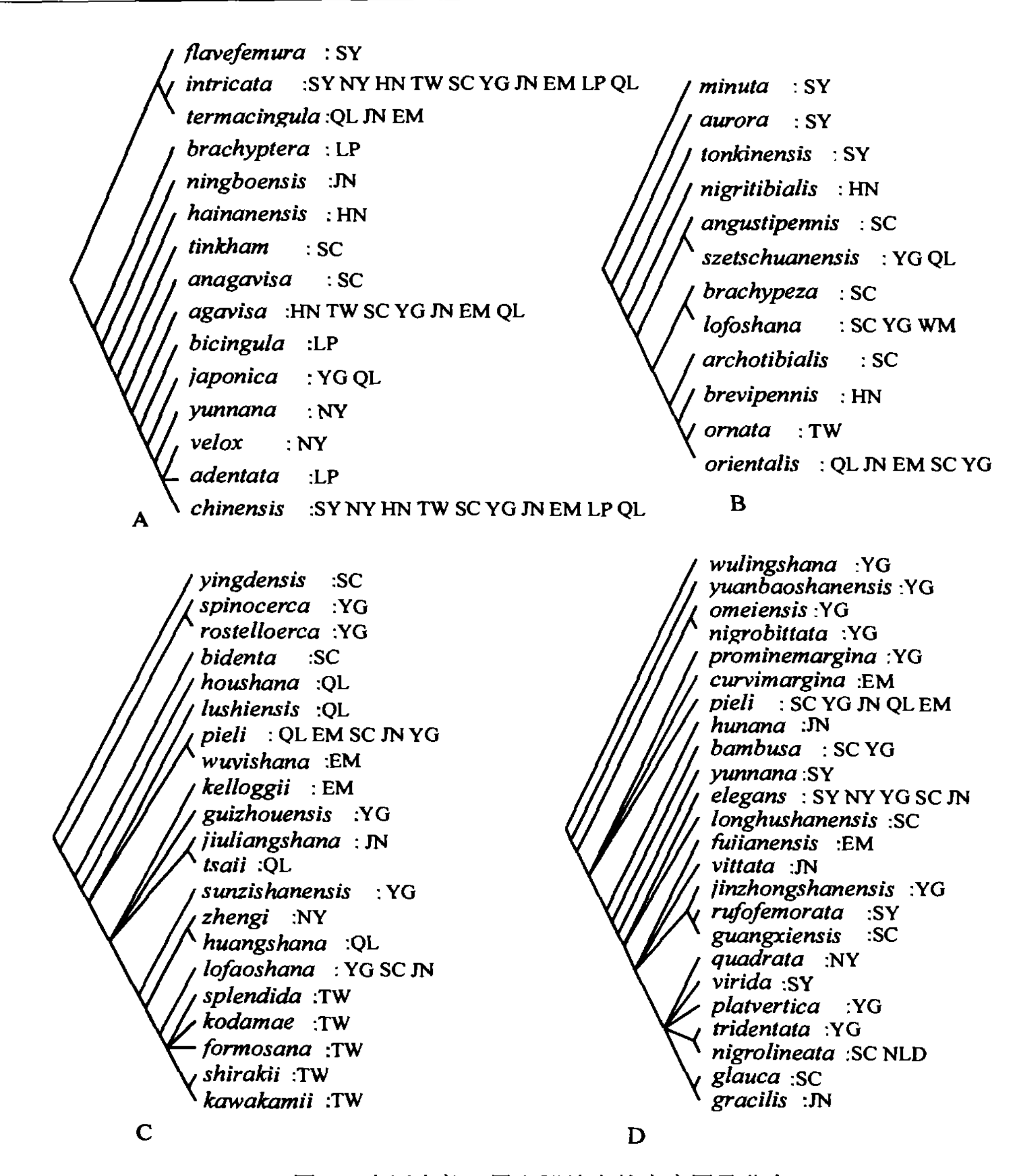


图 1 中国南部 4 属斑腿蝗虫的支序图及分布

Fig.1 Cladograms and distributions of four grasshopper genera of Catantopidae from the South of China

A. 稻蝗属（*Oxya* Serville），B. 凸额蝗属（*Traulia* Stål），C. 卵翅蝗属（*Caryanda* Stål），D. 蹦蝗属（*Sinopodisma* Chang）。

SY：云南南部（South Yunnan）；SC：华南（South China）；HN：海南岛（Hainan Island）；NY：云南北部（North Yunnan）；YG：云贵高原（Yungui Plateau）；QL：秦巴山区及以东地区（Qinling-Bashan Mountains and east areas）；EM：东部山地（East mountains）；JN：江南丘陵（Jiangnan hills）；LP：黄土高原（Loess Plateau）；TW：台湾（Taiwan Island）。

种为：短翅稻蝗（*O.brachyptera*）和双带稻蝗（*O.bicingula*）。

10. 台湾(Taiwan Island, TW)。本区特有种为：素木蹦蝗(*S.shirakii*)，台湾蹦蝗(*S.formosana*)，丽色蹦蝗(*S.splendida*)，克氏蹦蝗(*S.kawakamii*)，柯蹦蝗(*S.kodamae*)和饰凸额蝗(*T.ornate*)。

中国的北方（包括东北、西北及内蒙古）和西部的青海、西藏和新疆，由于在所研究的类群中没有特有种而不包括在研究范围之内。

1.3 支序生物地理学分析方法

采用支序生物地理学假设 0 和假设 1 的分析方法（Page，1993；Zandee & Roos，1987）。首先把各类群的系统发育树和地理分布编辑成 NEXUS 格式的文件，以便用COMPONENT 2.0进行分析(Page,

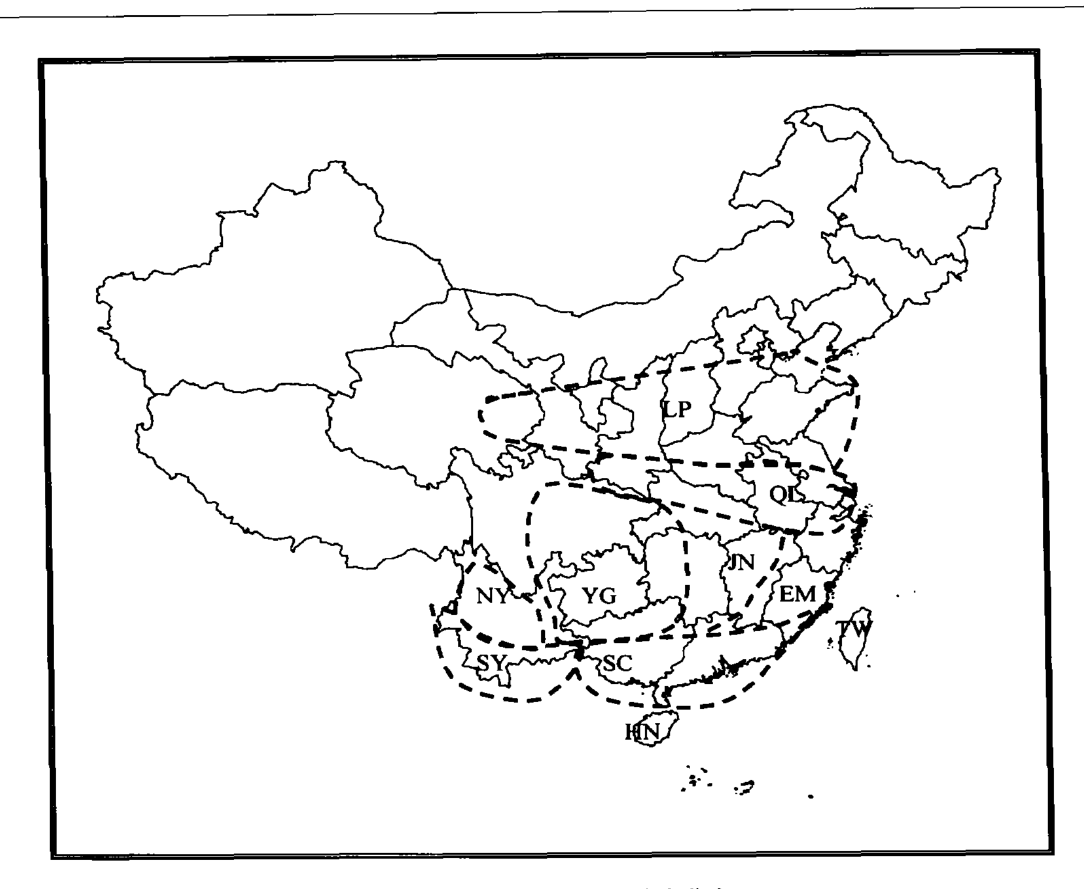


图 2 本研究划分的 10 个特有分布区
Fig. 2 Ten endemic areas used in this study
缩写同图 1 (Abbreviations are the same as Fig.1)。

1993)。用TREE菜单，MAP TREE子菜单下的heuristic search 命令求出假设 0 和假设 1 (Zandee & Roos, 1987; Page, 1990)的区域支序图(resolved area cladograms)。然后通过调谐 (reconciling) 区域支序图和分类支序图来寻找最佳区域支序图 (best resolved area cladogram)。在 COMPONENT 2.0 中共有 3 个选择最佳区域支序图的指标: ①重复 (duplications), ②缺失 (losses), ③添加的分类单元 (leaves added)。重复代表与区域的隔离分化无关的物种形成过程，缺失与物种的灭绝和未选择的分类单元有关，添加的分类单元则是为了调协分类单元支序图和区域支序图而需要添加的节点数。根据 Enghoff (1996) 的建议，选用重复和缺失两个指标来选择最佳区域支序图。按照两个指标最小的原则，通过把所有分类单元的支序图在区域支序图上叠加 (maping with all taxon cladogram) 来选择假设 0 和假设 1 下的最佳区域支序图。同时对每个假设下的所有区域支序图进行了严格合意 (strict consensus) 得到严格合意支序图。具体方法见 COMPONENT 2.0 说明书 (Page, 1993)。

2 结 果

在假设 0 条件下共得到 34 个区域支序图。通过把所有分类单元的支序图在区域支序图上叠加，得到重复的值为 54, 缺失的范围为 179 ~ 201。选择其中的一个支序图作为最佳区域支序图 (图 3A)。同时对 34 个区域支序图进行严格合意，得到一个严格合意区域支序图 (图 3B)。

在假设 1 条件下得到超过 1 000 个的区域支序图 (COMPONENT 2.0 只保留前 1 000 个)。通过把所有分类单元的支序图在区域支序图上叠加，得到重复的值为 53, 缺失的范围为 155 ~ 209。选择其中的一个支序图作为最佳区域支序图 (图 3C)。同时对 1 000 个区域支序图进行严格合意，得到一个严格合意区域支序图 (图 3D)。

从图 3 的 4 个区域支序图均可看到以下共同的区域隔离分化过程：首先在南北两个方向分别形成云南南部和黄土高原两个区域，然后形成海南岛，

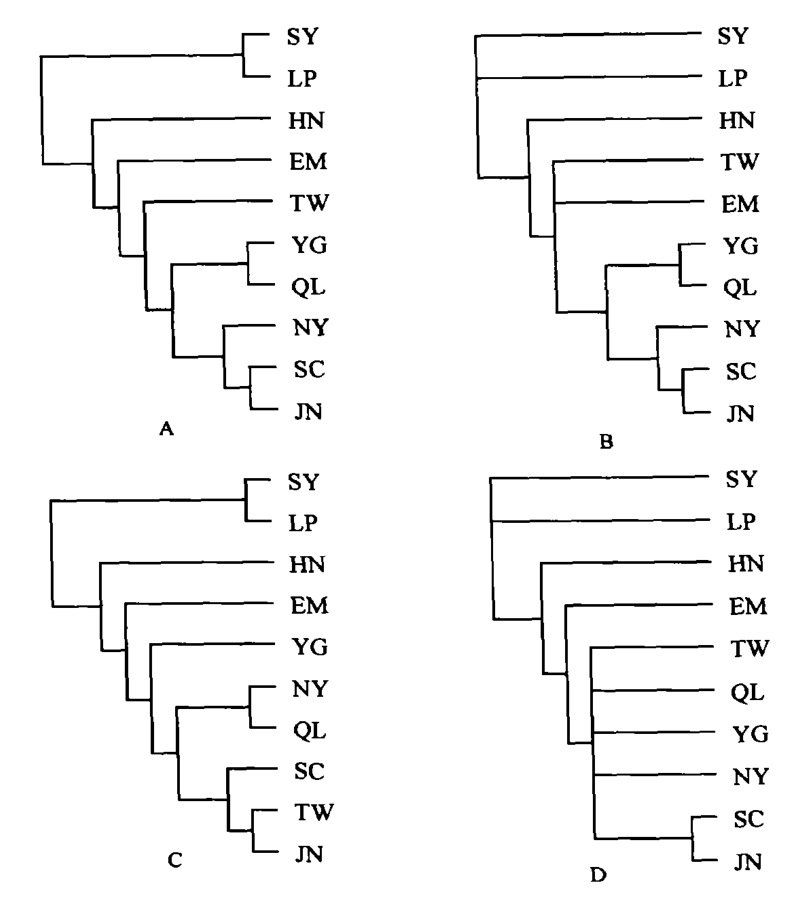


图3　中国南部4属斑腿蝗虫的区域支序图

Fig.3　Resolved area cladograms derived from four grasshopper genera of Catantopidae from the South of China

A. 假设0下的最佳区域支序图，重复＝54，缺失＝179；B. 假设0下的严格合意支序图；C. 假设1下的最佳区域支序图，重复＝53，缺失＝155；D. 假设1下的严格合意支序图。缩写同图1。

A. The best resolved area cladogram under assumption 0, duplications = 54, losses = 179; B. The strict consensus area cladogram under assumption 0; C. The best resolved area cladogram under assumption 1, duplications = 53, losses = 155; D. The strict consensus area cladogram under assumption 1. Abbreviations are the same as Fig.1.

接着形成东部山地区域。严格合意支序图（图3：B，D）出现了大量的并系，这点有别于最佳区域支序图（图3：A，C）。如图3B把云南南部和黄土高原、台湾和东部山地都处理成了并系。而图3D除把云南南部和黄土高原处理成并系外，还出现了台湾、秦巴山区及以东地区、云贵高原和云南北部这样的并系。显然，严格合意支序图所反映的区域形成信息少于最佳区域支序图。

最佳区域支序图假设0（图3A）和假设1（图3C）的结果除台湾的形成顺序有差别，以及云贵高原、秦巴山区和云南北部的关系有一些出入外，其他区域形成的顺序是一致的。

3 讨论

虽然支序生物地理学的分析方法很多（Xu & Zheng，2000），有些研究还应用多种方法并做了比较（Morrone & Carpenter，1994；de Jong，1998），但还没有发现哪一种方法更好。本研究采用了假设0和假设1的分析方法（Page，1993；Zandee & Roos，1987）。在对中国南部的生物地理区域关系研究中，大多采用少数的分类单元（一个单系群）（Yin，1993，1994；Zhang E，1998），这样划分的

特有分布区不仅重叠，而且还有遗漏，因此不能代表这些区域真正的关系。Liu（1998）的研究虽然采用了3个类群，但特有分布区依淡水水系划分，与陆生昆虫的分布区域可比性很小。故我们根据本研究的结果讨论有关中国南部的10个特有分布区的区域历史生物地理学问题。

3.1 台湾的形成顺序

在假设0（图3A）和假设1（图3C）中出现了台湾这一特有分布区形成顺序极不一致的情况。从两种假设分析的方法来看，假设0考虑了广布种的分布，而假设1没有考虑（Page, 1993）。在台湾分布的几个广布种如小稻蝗（*O. intricata*）和山稻蝗都是比较原始的种类，可能对假设0的结果有影响；而台湾的特有种如素木蹦蝗（*S. shirakii*）、台湾蹦蝗（*S. formosana*）、丽色蹦蝗（*S. splendida*）、克氏蹦蝗（*S. kawakamii*）和柯蹦蝗（*S. kodamae*）等都比较进化，可能对假设1的结果影响较大。但究竟哪一个假设的结果更准确？也许台湾的古地理学研究资料可供借鉴。台湾大约在第四纪的中期形成陆地，几乎和云贵高原及秦岭山脉属同一时代。但在以后的时间里，随着冰期和间冰期的交替，海水的退涨，台湾海峡时为陆地时为海，台湾岛也和大陆时而连接时而分开，很难确定其具体的形成时间。因此两个假设的结果何者更准确没有定论。

3.2 云贵高原、云南北部和秦巴山区的形成

在图3A和3C中，虽然云贵高原、云南北部和秦巴山区三者出现的先后顺序有差别，但在两个区域支序图上的整体位置是稳定的，晚于东部山地区域而早于华南区和江南丘陵地带。古地理学的研究结果认为，三者的形成都与印度板块和欧亚板块的碰撞有关。由于碰撞后印度板块的不断挤压，形成了横断山脉、云贵高原和秦岭山脉（Zhang RZ, 1999）。横断山脉是分离云南北部和云贵高原的阻限。因此我们认为这三个特有分布区是同时形成的。

3.3 中国南部特有分布区的形成顺序

通过对图3的分析我们可以推定，中国南部的10个蝗虫特有分布区的形成顺序应为：首先在南北两个方向分别形成云南南部和黄土高原两个特有分布区，然后海南岛形成，接着东部山地区域形成。此后虽然台湾岛已经形成，但由于第四纪气候的影响，它与大陆曾多次相连又分开。云贵高原、云南北部和秦巴山区则几乎同时形成。而华南和江南丘陵区形成最晚。

参考文献：

Andersen NM. 1991. Cladistic biogeography of marine water striders (Insecta, Hemiptera) in the Indo-Pacific [J]. *Australian Systematic Botany*, 4 (1): 151-163.

Chen XX. 1997. Insect Biogeography [M]. Beijing: China Forestry Publishing House. 30-53. [陈学新. 1997. 昆虫生物地理学. 北京：中国林业出版社. 30-53.]

Choi SW. 2000. Cladistic biogeography of the moth tribe Cidariini (Lepidoptera, Geometridae) in the Holarctic and Indo-Chinese regions [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71 (3): 529-547.

de Jong H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65**: 99-164.

Enghoff H. 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal and an algorithm for resolved area cladograms [J]. *Cladistics*, 12: 349-364.

Huang CM, Cheng XY. 1999. The fauna of Catantopidae and its origining in China and adjacent region [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 42 (2): 184-198. [黄春梅, 成新跃. 1999. 我国及邻近地区斑腿蝗科区系及其起源研究. 昆虫学报, 42 (2): 184-198.]

Humphries CJ, Parenti LR. 1998. Cladistic Biogeography [M]. New York: Oxford University Press. 371-404.

Liu HZ. 1998. A preliminary analysis to biogeographical process of the eastern Asia freshwater fishes [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, **23** (suppl.): 49-55. [刘焕章. 1998. 东亚淡水鱼类生物地理学过程的初步研究. 动物分类学报, **23** (增刊): 49-55.]

Morrone JJ, Carpenter JM. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, brooks parsimony analysis, and three-area statements [J]. *Cladistics*, **10**: 99-153.

Page RDM. 1990. Component analysis: A valiant failure [J]. *Cladistics*, **6**: 119-136.

Page RDM. 1993. COMPONENT User's Manual Release 2.0 [M]. Auckland, New Zealand: Published by the author. 106.

Schuh RT, Stonedahl GM. 1986. Historical biogeography in the Indo-Pacific: A cladistic approach [J]. *Cladistics*, **2** (4): 337-355.

Slatkin M. 1995. Exploring Evolutionary Biology [M]. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 104-112.

Xu SQ, Zheng ZM. 2000. Methods and application of cladistic biogeography [J]. *Journal of Shaanxi Normal University* (*Natural Science*), **28** (2): 87-92. [许升全, 郑哲民. 2000. 支序生物地理学方法的发展和应用. 陕西师范大学学报（自然科学版）, **28** (2): 87-92.]

Yin WY, Xie RD, Zhang J. 1993. Biogeographic study on Hesperentomon clade (Protura: Hesperentomidae) [J]. *Contributions of Shanghai Institute of Entomology*, **11**: 73-80. [尹文英, 谢荣栋, 张 骏. 1993. 夕蚖宗生物地理学的研究（原尾目：夕蚖科）. 昆虫学研究集刊, **11**: 73-80.]

Yin WY, Xie RD, Zhang J. 1994. Phylogeny and biogeography of Condeelum group (Protura: Protentomidae) [J]. *Entomologia Sinica*, **1** (3): 195-204. [尹文英，谢荣栋，张 骏. 1994. 康蚖群的系统发生和生物地理学研究（原尾目：始蚖科）. 中国昆虫科学，**1** (3): 195-204.]

Zandee M, Roos MC. 1987. Component-compatibility in historical biogeography [J]. *Cladistics*, **3**: 305-332.

Zhang E. 1998. Vicariance biogeography of parasinilabeo-like cyprinid fishes (Cypriniformes: Cyprinidae: Labeobinae) [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, **23** (suppl.): 35-40. [张 鄂. 1998. 异华鲮类（鲤型目：鲤科：野鲮亚科）鱼类的隔离分化生物地理学. 动物分类学报，**23** (增刊): 35-40.]

Zhang RZ. 1979. China Physiography: Zoogeography [M]. Beijing: Science Press. 37-70. [张荣祖. 1979. 中国自然地理——动物地理. 北京：科学出版社. 37-70.]

Zhang RZ. 1998. The second revision of zoogeographical regions of China [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, **23** (suppl.), 207-222. [张荣祖. 1998. "中国动物地理区划"的再修订. 动物分类学报，**23** (增刊): 207-222.]

Zhang RZ. 1999. Zoogeography of China [M]. Beijing: Science Press. 1-502. [张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京：科学出版社，1-502.]

Zheng ZM. 1994. Acritaxonomy [M]. Xi'an, Shaanxi: Publish House of Shaanxi Normal University. 217-220. [郑哲民. 1994. 蝗虫分类学. 陕西，西安：陕西师范大学出版社. 217-220.]